

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



10

1982

ЭКОСИСТЕМЫ ШЕЛЬФОВЫХ ЗОН

УДК 577.472:519.2(26)

И. И. КРЫШЕВ, Ю. А. ГОРБЕНКО

ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКЕ ЭЛЕМЕНТОВ МОРСКОЙ БИОСИСТЕМЫ

Основная цель настоящей работы — изучить периодические составляющие динамики численности сообществ микроорганизмов планктона (СМП), перифитона (СПМ) и взвеси (СМВ), их метаболитов, ряда абипараметров морской среды Севастопольской бухты и атмосферы.

Материал и методы. В СПМ учитывали гетеротрофные, палочко- и кокковидные бактерии, а также диатомовые водоросли; в СМП и СМВ — только гетеротрофные бактерии и диатомовые водоросли.

К биофактору относили не только указанные выше параметры, но и их метаболиты: РОВ и рН¹ СПМ и СМВ (всего 15 параметров). Абиофактор составляли параметры атмосферы (продолжительность солнечного сияния) и морской среды (температура, РОВ, рН, соленость, кислород, нитриты, фосфор органический и минеральный, уголекислота, гидрокарбонат- и карбонат-ионы, нефть и фенол) — всего 14 параметров. Методы определения перечисленных био- и абиотических параметров приводятся в монографии [2]. Параметры системы определяли 5—10 лет со средним шагом по времени 5—10 сут.

Затем проводили анализ временного ряда, который основан на аппроксимации его поведения с помощью разложения в конечный ряд Фурье [1, 3]:

$$x(t) = R_0 + 2 \sum_{k=1}^{n-1} R_k \cos(2\pi f_k t + \varphi_k) + R_n \cos 2\pi f_n t + l_t, \quad (1)$$

$$R_k = \sqrt{A_k^2 + B_k^2}, \quad \varphi_k = \arctg(-B_k/A_k),$$

где

$$A_k = \frac{1}{N} \sum_{r=-n}^{n-1} x(t_r) \cos 2\pi k r / N,$$

$$B_k = \frac{1}{N} \sum_{r=-n}^{n-1} x(t_r) \sin 2\pi k r / N,$$

$x(t_r)$ — значение наблюдаемой величины в момент времени; $t_r, f_k = k/N\Delta$ — k -я гармоника основной частоты $f_1 = 1/N\Delta$; Δ — интервал отсчета между наблюдениями; $N = 2n$ — общее число наблюдений; l_t — независимые нормально распределенные случайные величины.

¹ Они являются показателями рН и концентрации РОВ морской воды после двухчасового ее контакта с СПМ на пластинах обрастания или со свежей взвесью;

Среднеквадратичное значение элемента относительно среднего R_0 , являющееся мерой интенсивности флуктуаций, может быть разложено на составляющие по отдельным гармоникам

$$\sigma^2 = \frac{1}{N} \sum_{r=-n}^{n-1} (x(t_r) - R_0)^2 = 2 \sum_{k=1}^{n-1} R_k^2 + R_n^2. \quad (2)$$

Это разложение можно наглядно представить, нанося на график среднюю интенсивность флуктуаций гармоники в зависимости от ее частоты. Такой график называется линейчатым спектром Фурье (или периодограммой).

Очевидно, если ряд действительно случаен и не содержит регулярной гармонической составляющей, то каждая его компонента распределяется как случайная переменная независимо от всех других компонент. И наоборот, если ряд содержит регулярную компоненту с частотой f_k , то на периодограмме вблизи этой частоты наблюдается увеличение интенсивности флуктуаций. Сравнивая дисперсии гармонической компоненты и случайной составляющей временного ряда, устанавливаем, насколько значимо их различие, что позволяет выявить количественный критерий выделения периодической компоненты ряда, скрытой шумом.

Результаты. Из дисперсионного анализа гармоник диатомей планктона следует, что в их динамике выделяются годовой и полугодовой периоды (табл. 1). Это свидетельствует о существовании двух максимумов численности данных микроводорослей, один из которых отмеча-

Таблица 1. Дисперсионный анализ численности диатомовых водорослей планктона (Севастопольская бухта, 1971—1973 гг.)

Период гармоник, сут.	Вклад в периодограмму	Число степеней свободы	Оценка дисперсии	Значение дисперсионного отношения	Критерий Фишера	
					$\alpha=0,05$	$\alpha=0,01$
360	0,352	2	0,176	11,0	3,14	4,82
160	0,288	2	0,144	9,0	—	—
120	0,144	2	0,072	4,5	—	—
Весь ряд	1,729	107	0,016	—	—	—

ется весной, а другой — осенью. Менее заметно выделение третьей гармоники, соответствующей колебаниям с периодом около 4 мес. Ослабление интенсивности колебаний на этой частоте связано с тем, что летний максимум численности диатомовых наблюдается не во все годы.

В табл. 2 приведены результаты анализа Фурье элементов морской экосистемы по многолетним данным. Из доминирующих гармоник указаны только те, интенсивность

флуктуаций которых статистически значимо превосходит флуктуации, обусловленные шумом. Пороговые значения амплитуды гармоники $R_{кр}$ определяли из сравнения дисперсий регулярной и случайной составляющей ряда по критерию Фишера

$$\frac{2R_{кр}^2/v_1}{\sigma^2/v_2} > F_{кр}(\alpha, v_1, v_2), \quad (3)$$

где v_1 — число степеней свободы, приходящихся на одну гармонику ряда Фурье; $v_2 = N - 1$ — число степеней свободы всего ряда. Критические точки распределения Фишера $F_{кр}(\alpha, v_1, v_2)$ брали при уровнях значимости $\alpha = 0,05$ и $\alpha = 0,01$.

Для большинства параметров системы период колебаний, судя по доминирующим гармоникам, составляет 30—1800 сут с уровнем значимости $\alpha = 0,05$ (за исключением периода 360 сут, уровень значимости

Таблица 2. Периодические компоненты динамики морской системы по многолетним данным (Севастопольская бухта, 1967—1976 гг.)

№ п/п	Факторы и параметры	Длина ряда	Доминирующие гармоники			Критические вели- чины амплитуды		Среднее значение параметра R_0 и размерность
			период T	фаза φ	ампли- туда R_k	вероятность, %		
						95	99	
сут								
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Биотический фактор							
	СМП							
1	Диатомовые: живые	2160	360 250	— 95 — 80	420 250	240	300	840 экз/мл
2	мертвые	3240	1100 360	— 80 —150	16 13	10	14	80 экз/мл
3	Гетеротрофы	3600	1200 260 180	—260 —160 30	870 640 640	450	550	5000 экз/мл
	СПМ							
4	Диатомовые: живые	3240	1100 360 100 30	—160 —185 — 20 — 20	22600 16500 15500 36200	15 100	18700	10 ⁵ экз/см ²
5	мертвые	3240	360 180 30	—170 0 — 20	1600 1100 1300	940	1200	4300 экз/см ²
6	Гетеротрофы	3240	1100 360 30	—310 —260 — 20	4900 5000 6300	3300	4100	2360 экз/см ²
7	Палочки	3240	360 90 30	—110 0 — 20	219 000 204 000 260 000	136 000	168 000	774 000 экз/см ²
8	Кокки	3240	360	—160	49 000	38 000	47 000	540 000 экз/см ²
9	РОВ СПМ	2880	360	—200	0,036	0,015	0,018	0,124
10	pH СПМ	2880	850 360 180 30	—190 —230 25 — 20	0,03 0,03 0,02 0,04	0,017	0,020	8,23
	СМВ							
11	Диатомовые: живые	1800	360 180 120	— 85 — 80 — 70	121 000 78 000 49 000	46 000	57 000	217 000 экз/мл
12	мертвые	1800	600 360 120	90 —125 — 80	33 000 55 000 29 000	24 000	30 000	170 000 экз/мл
13	Гетеротрофы	2880	360 120	— 20 — 20	540 000 470 000	346 000	445 000	1 640 000 экз/мл
14	РОВ взвеси	3240	1100 330 120	50 —260 30	0,033 0,024 0,016	0,015	0,018	0,322
15	pH СМВ	3240	1460 360 180	—760 —240 — 45	0,04 0,03 0,03	0,017	0,020	8,05

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Абиотический фактор							
16	Температура	3600	360	—200	3,8	0,6	0,7	14,7°C
17	Продолжительность солнечного сияния	2520	360	—180	2,3	0,4	0,5	6,5 ч/сут
18	Соленость	2160	360	340	0,07	0,04	0,05	17,91%
19	pH морской воды	2880	970	—200	0,02	0,009	0,011	8,34
			360	—185	0,03			
			290	—180	0,02			
			180	—40	0,01			
20	Кислород	1800	360	—85	0,44	0,11	0,14	6,36 мл/л
21	Нитриты	2160	360	—20	1,1	0,3	0,4	3,9 мкг/л
			240	—50	0,6			
22	Фосфор органический	2160	270	—10	6,4	3,5	4,0	48,7 мкг/л
			120	—20	6,0			
			90	—20	4,4			
23	Фосфор минеральный	2160	1100	—200	2,2	1,3	1,6	10,8 мкг/л
24	CO ₂	1800	360	—205	0,04	0,016	0,02	0,38 мл/л
25	HCO ₃ ⁻	1800	360	—195	5,5	1,7	2,6	166,7 мг/л
26	CO ₃ ²⁻	1800	360	—200	2,9	0,9	1,2	23,4 мг/л
27	РОВ морской воды	3600	1800	400	0,011	0,004	0,005	0,350
			730	—150	0,006			
			360	—170	0,006			
28	Нефтепродукты	1800	360	—250	0,38	0,25	0,31	—
			200	10	0,31			
29	Фенол	1800	—	—	—	—	—	—

Примечание. Величина РОВ приведена в единицах экстинкции на волне 260 нм. а величина РОВ, трансформированного СПМ, — в единицах экстинкции на волне 270 нм. Величины амплитуд для нефтепродуктов указаны в безразмерных единицах, нормированных на среднее значение. Периодических составляющих в распределении фенола не обнаружено.

$\alpha=0,01$). Многие из параметров при этом имеют 1—4 периода колебаний (I — максимальный, II — меньше и т. д.), различающихся по интенсивности флуктуаций, которые можно назвать также I—IV максимумами периодов колебаний (МПК), а номер МПК укажем римской цифрой у названия параметра.

Рассмотрим подробнее те периоды, с которыми колеблются не менее трех различных параметров системы (см. табл. 2).

Период колебаний живых диатомовых СПМ и pH СПМ (МПК IV), а также диатомовых мертвых, гетеротрофных, палочковидных (МПК III) и кокковидных бактерий (II) — 30 сут, т. е. первый цикл их жизни равняется месяцу. Здесь может сказываться также принятая нами продолжительность наблюдений за микроорганизмами СПМ, равная календарному месяцу.

С периодом 120 сут изменяются численность живых и мертвых диатомовых СМВ и РОВ взвеси (III), а также число гетеротрофных бактерий СМВ и содержание фосфора органического (II).

Период колебаний 180 сут обнаруживался для гетеротрофных бактерий СПМ, pH СПМ и pH СМВ (III), диатомовых мертвых СПМ и диатомей живых СМВ (II), а также для pH морской воды (IV).

Наиболее характерен для изучаемой системы период 360 сут. Судя по тому, что большая часть параметров (24 из 29) имеет один из периодов, равный 360 сут, а для восьми (РОВ СПМ, температура воды, продолжительность солнечного сияния, соленость, кислород, CO₂, HCO₃⁻, CO₃²⁻) он единственный, то этот период, следовательно, и

самый основной в изучаемой биосистеме. С ним колеблются: диатомовые СМП, диатомеи мертвые, палочко- и кокковидные бактерии и РОВ СПМ, диатомовые живые и гетеротрофные бактерии СМВ, температура воды, продолжительность солнечного сияния, соленость, кислород, нитриты, CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-} и нефтепродукты (I), диатомовые мертвые СМП и СМВ, диатомовые живые, гетеротрофные бактерии и рН СПМ, рН СМВ, рН морской воды (II), а также концентрация РОВ морской воды (III).

Для ряда параметров системы характерно статистически значимое увеличение интенсивности флуктуаций на гармониках с периодами более года. Это периоды 1,8 года мертвых диатомовых СМВ, 2,4 года — для рН СПМ, 2,7 года — для рН морской воды, 4 года — для рН СМВ и 5 лет — для концентрации РОВ морской воды (I). Весьма интересен период 3 года, с которым колеблются пять параметров — диатомовые мертвые СМП, диатомеи живые и гетеротрофные бактерии СПМ, РОВ СМВ и фосфор минеральный (I).

В динамике содержания фенола не обнаружено периодических составляющих, что свидетельствует о случайности его распределения.

Анализ по Фурье позволяет не только выявить скрытые периодичности в динамике временного ряда, но и оценить время наступления максимальных значений параметров, исходя из анализа фазовых соотношений.

Особенно просто это удается сделать для параметров с одним периодом колебаний или тогда, когда амплитуда периодического колебания явно превосходит амплитуды других гармоник. В этом случае соотношение (1) упрощается

$$x(t) \cong R_0 + R \cos \frac{2\pi}{T} (t + \varphi) + I_t, \quad (4)$$

где T — величина периода колебаний, а φ — значение фазы, измеренной в единицах времени. При $t = -\varphi$ величина параметра $x(t)$ максимальна.

Как видно из табл. 2, в таких параметрах, как температура, продолжительность сияния, кислород, нитриты, CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-} , соленость и некоторые другие, доминируют колебания с периодом в 1 год, поэтому можно приближенно определить время наступления максимальных значений этих параметров.

Сложнее обстоит дело, когда в динамике параметра доминируют не один, а несколько колебательных процессов. В этом случае найти простое выражение для времени наступления пиковых значений фазы, как правило, не удастся и приходится прибегать к услугам вычислительной техники, путем расчета динамики параметра по формуле (1) и учитывая статистически значимые гармоники.

В табл. 3, построенной по данным табл. 2, приведены времена наступления максимальных значений фазы для параметров с выраженной сезонной периодичностью (возможная погрешность ± 10 сут) в годовой сукцессии системы, которая может быть объяснена следующим.

Сильное ветровое перемешивание вод бухты осенью и зимой взмучивает донные отложения, биогенные элементы, в частности из иловых отложений дна, попадают в морскую воду, в результате чего в воде увеличивается содержание биогенов, способствующее пробуждению и развитию жизни в Севастопольской бухте.

Максимальное значение фазы концентрации фосфора органического наблюдается 10—30 января, и оно, по-видимому, вызывает одновременно наступающий пик фазы численности гетеротрофных бактерий СМВ, которые развиваются на взвеси (табл. 3).

Таблица 3. Сукцессия параметров биосистемы морской среды Севастопольской бухты (по материалам наблюдений 1967—1976 гг.)

Время наступления основного максимума фазы, сут	Примерная дата наступления сукцессии	Параметр
1	2	3
20	10—30.01	Фосфор органический
20	20—30.01	Гетеротрофные бактерии СМВ
50	10—20.02	Нитриты — азот
85	10—20.03	Диатомовые живые СМВ
		Кислород
95	30.03—10.04	Диатомовые живые СМП
110	20—30.04	Палочковидные бактерии СМВ
125	30.04—10.05	Диатомовые мертвые СМВ
150	30.05—10.06	" " СМП
160	10—20.06	Кокковидные бактерии СМВ
		Диатомовые живые СМВ (2-й максимум)
170	20—30.06	Диатомовые мертвые СМВ
180	30.06—10.07	Продолжительность солнечного сияния
185		Диатомовые живые СМВ
195	10—30.07	Гидрокарбонаты (HCO_3^-)
200		Температура воды
		РОВ СМВ
		Карбонаты (CO_3^{2-})
200	10—30.07	Фосфор минеральный
205		рН морской воды
230	10—20.08	Углекислота (CO_2)
250	1—10.09	рН СМВ
260	10—20.09	Нефть и ее продукты
		РОВ взвеси
		Гетеротрофные бактерии СМВ
310	1—10.11	" " СМВ
340	1—10.12	Величина солености
400	--	Концентрация РОВ
		морской воды
760	—	рН СМВ

Максимум фазы нитритов в воде следует 10—20 февраля, и за ним начинаются вспышки численности морских микроорганизмов в воде бухты. Пик фазы числа живых диатомовых водорослей СМВ наступает 10—20 марта, и эти микроводоросли на взвеси, очевидно, в результате их фотосинтеза являются одной из основных причин максимума фазы содержания кислорода в воде, наступающего в это же время.

30 марта — 10 апреля в бухте обнаруживается наибольшее значение фазы численности диатомовых водорослей СМВ. Максимальная величина фазы числа палочковидных бактерий СМВ, развивающихся на погруженных в море предметах, наступает 20—30 апреля. Затем 30 апреля — 10 мая и 30 мая — 10 июня отмечаются пики фаз числа мертвых диатомовых водорослей — соответственно СМВ и СМП.

Летом (10—20 июня) наступает максимум фазы численности кокковидных бактерий СМВ и отмечается второй по величине пик фазы числа живых диатомей СМВ также на погруженных предметах. Упомянуть о втором пике было необходимо потому, что после него начинается значительное отмирание диатомовых СМВ, пик фазы численности которых обнаруживается уже 20—30 июня.

Наибольшая величина фазы продолжительности солнечного сияния отмечается 30 июня — 10 июля, а за ним через несколько дней следует первый пик фазы числа живых диатомовых СМВ.

Вторая половина лета в Севастопольской бухте характеризуется наибольшими значениями фаз в основном абиотических параметров и метаболитов (рН и РОВ). Максимумы их следуют один за другим. Для гидрокарбонатов, карбонат-ионов, фосфора минерального, рН и температуры морской воды, РОВ СМВ и углекислоты в воде они наступают 10—30 июля.

Во второй декаде августа отмечался пик только фазы величины

pH СПМ, а 1—10 сентября — максимум фазы содержания нефти и ее продуктов¹.

Пик фазы концентрации РОВ СМВ, следующий 10—20 сентября, очевидно, является стимулятором вспышки числа гетеротрофных бактерий СПМ, наступающей одновременно. Позднее (во второй декаде) отмечается максимум фазы численности гетеротрофных бактерий СПМ. Завершается годовая сукцессия пиком фазы солености воды 1—10 декабря.

Сукцессия, однако, на этом не кончается. Максимум фазы концентрации РОВ морской воды наступает через год, месяц и 4 дня, а pH СМВ — только через два года и месяц. Этот факт свидетельствует о зависимости данных параметров от более длительных процессов, чем годовой цикл сияния Солнца (см. табл. 3).

Обсуждение результатов. В качестве материала для временного ряда были использованы 29 био- и абиотических параметров морской среды Севастопольской бухты, наблюдения за которыми проводили каждые 5—10 сут в течение 5—10 лет.

Анализом временного ряда с помощью разложения в конечный ряд Фурье были выделены периоды и фазы колебаний величины 28 параметров за год и более. Установлено, что изучаемые параметры имеют в ходе динамики периоды — от 30 сут (бактерии и диатомовые СПМ) до 5 лет (концентрация РОВ морской воды).

Большая часть параметров изменялась с периодом 360 сут, который для восьми из них (РОВ СПМ, температура воды, продолжительность солнечного сияния, соленость, кислород, CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-}) является единственным. Следовательно, изменение величины параметров изучаемой биосистемы обуславливается годовым циклом Солнца.

Параметры — мертвые диатомовые СМВ; pH СПМ, СМВ и морской воды, а также фосфор минеральный и РОВ морской воды — имеют периоды от 1,8 года до 3—5 лет, т. е. они зависят от более длительных процессов, чем годовой солнечный цикл. Таким процессом может быть, например, солнечная активность (определяемая по числу Вольфа), изменяющаяся с периодом 11 лет.

Годовой период сукцессий мы определяли по максимальному значению фазы, и начинается он с биогенных компонентов (азота и фосфора), которые, по-видимому, вызывают наступление последующих периодов сукцессии — биопараметров (бактерии и диатомовые водоросли). При этом содержание кислорода в воде определяется в основном, очевидно, диатомовыми водорослями СМВ (морской взвеси), поскольку максимальные значения фазы для этих диатомей и кислорода наступают одновременно (см. табл. 3).

Весь период сукцессий года можно условно разделить на два полу-периода: I — биотического фактора (9 био- и 3 абиопараметра) начинается 10—30 января с фосфора органического и численности гетеротрофных бактерий СМВ в море, а заканчивается 20—30 июня — численностью мертвых диатомовых СПМ; II — абиотический (12 абио- и 3 биопараметра) начинается 30 июня — 10 июля с продолжительности солнечного сияния и численности живых диатомовых СПМ, а заканчивается 1—10 декабря пиком фазы солености морской воды.

Одним из интересных и парадоксальных фактов, установленных нами, является наличие в ходе динамики нефтепродуктов (или нефти) закономерностей, выраженных периодом (360 сут) и фазой (250 сут). Примерно такой парадокс, когда связи нефти оказались аналогичными связям биотических параметров, мы уже отмечали [4].

¹ Отметим, что обнаруженные нами периоды и фазы в динамике содержания нефти в морской воде более характерны для автохтонного параметра, имеющего сезонный ход и связанного с другими био- и абиотическими факторами морской среды. Нефть является аллохтонным компонентом, попадающим в море извне.

Этот факт можно объяснить тем, что наибольшую часть нефтепродуктов в воде бухты, по-видимому, составляют автохтонные углеводороды (образованные диатомовыми водорослями СМП, СПМ и СМВ), которые пока определяются одним и тем же методом вместе с аллохтонными нефтепродуктами.

1. Бокс Дж., Дженкинс Г. Анализ временных рядов. Прогноз и управление. — М.: Мир, 1974. — Вып. 1. 406 с.
2. Горбенко Ю. А. Экология морских микроорганизмов перифитона. — Киев: Наук. думка, 1977. — 252 с.
3. Дженкинс Г., Ватс Д. Спектральный анализ и его приложения. — М.: Мир, 1971. — Вып. 1, 1971. 316 с., Вып. 2, 1972. 287 с.
4. Подвинцев Ю. В., Горбенко Ю. А. Структура взаимосвязи параметров Солнца, атмосферы и морской среды: Комплекс. исслед. Чер. моря. — Киев: Наук. думка, 1979. — 162 с.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию 19.09.80

Институт атомной энергии им. И. В. Курчатова

I. I. KRYSHEV, Yu. A. GORBENKO

**PERIODIC PROCESSES
IN LONG-TERM DYNAMICS
OF MARINE BIOSYSTEM ELEMENTS**

Summary

The time series of long-terms observations of 29 biotic and abiotic parameters of marine environment was processed by the Fourier analysis. The 360 day period is stated to be most characteristic of a greater part of the biosystem parameters. The analysis of phase relations revealed an annual 28-parameter succession in the sea.

УДК 582.272:551.464(262.5)

М. А. ИЗМЕСТЬЕВА

**ДИНАМИКА РАЗЛОЖЕНИЯ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ
CYSTOSEIRA BARBATA THALLI В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ**

Многоклеточные водоросли играют значительную роль в образовании органического вещества в прибрежной зоне моря. Одним из массовых представителей прибрежной флоры Черного моря является бурая водоросль *Cystoseira barbata* Thalli. Для большей части ее онтогенеза характерны значительные потери биомассы в результате опада осевых структур и замены их новыми. Так, ежегодные потери биомассы почти равны живой массе, имеющейся в наличии в каждый момент времени, а иногда и превосходят ее. По отношению ко всему созданному на протяжении онтогенеза органическому веществу живая биомасса составляет около 20%. По данным П. П. Островчука о численности популяции цистозир на 1 м² дна в Каркинитском заливе Черного моря и среднем возрасте талломов [4] и по величинам потерь, рассчитанным К. М. Хайловым [8] для всего онтогенеза популяции цистозир в том же районе, ежегодные потери сухой массы равны ~9000 г·м⁻². Однако разложение и факторы, его определяющие, изучены еще недостаточно.

В настоящем сообщении наряду с общими закономерностями разложения бурой водоросли *Cystoseira barbata* описывается влияние начальных концентраций водорослей и частично водообмена на скорость разложения. В связи с этим исходные концентрации водорослей в опытах различались на порядок — 50 и 500 мг/л. Водообмен имитировался ежедневной заменой воды в склянках в течение опыта.